Труды Зоологического института РАН
Том 325, № 2, 2021, с. 235–247
10.31610/trudyzin/2021.325.2.235



УДК 591.9

Биоразнообразие и распределение офиур (Echinodermata, Ophiuroidea) в Карском море

Е.А. Стратаненко[1,2*], Н.А. Стрелкова[3] и И.С. Смирнов[1]

[1] *Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: * Ekaterina.Stratanenko@zin.ru, E.Stratanenko@mail.ru, smiris@zin.ru*

[2] *Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ ВНИРО (ГосНИОРХ им. Л. С. Берга), наб. Макарова д. 26, 199053 Санкт-Петербург, Россия*

[3] *Полярный филиал ФГБНУ ВНИРО (ПИНРО им. Н.К. Книповича), ул. Академика Книповича д. 1, 183038 Мурманск, Россия; e-mail: natalya.anisimova@mail.ru*

Представлена 28 февраля 2021; после доработки 16 мая 2021; принята 27 мая 2021

РЕЗЮМЕ

Офиуры являются одним из руководящих компонентов бентосных сообществ Карского моря. По результатам исследования фауна офиур Карского моря представлена 12 видами. Наиболее широко в пределах моря встречаются виды *Ophiocten sericeum* (Forbes, 1852), *Ophiopleura borealis* Danielssen et Koren, 1877, *Ophiacantha bidentata* (Bruzelius, 1805) и *Ophioscolex glacialis* Müller et Troschel, 1842. На основе имеющихся данных построены карты распределения каждого вида в пределах моря. Проведен сравнительный анализ фаун змеехвосток Баренцева, Карского и моря Лаптевых. Для фауны Карского моря выявлено сбалансированное влияние автохтонных и аллохтонных процессов эволюции на уровне рода и преобладание автохтонных компонентов фауны на видовом уровне. Индекс таксономического своеобразия характеризует фауну Карского моря как довольно обособленную на всех таксономических уровнях. Анализ биогеографической структуры фауны исследуемой акватории позволил выделить 6 биогеографических групп, из которых наиболее представлены бореально-арктическая и высокобореально-арктическая формы. Использование коэффициентов видового сходства Жаккара, корреляции Пирсона показало, что наибольшее сходство на видовом уровне отмечается между Карским морем и морем Лаптевых.

Ключевые слова: автохтоны, аллохтоны, биоразнообразие, Карское море, офиуры, распределение

Biodiversity and distribution of brittle stars (Echinodermata, Ophiuroidea) in the Kara Sea

E.A. Stratanenko[1,2*], N.A. Strelkova[3] and I.S. Smirnov[1]

[1] *Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; * Ekaterina.Stratanenko@zin.ru, E.Stratanenko@mail.ru, smiris@zin.ru*

[2] *Saint Petersburg branch of the FSBSI VNIRO (GosNIORKH named after L.S. Berg) Makarova Emb. 26, 199053 Saint Petersburg, Russia*

[3] *Polar branch of the FSBSI VNIRO (PINRO named after N.M. Knipovich), Akademika Knipovicha 6, 199034 Murmansk, Russia; natalya.anisimova@mail.ru*

Submitted February 28, 2021; revised May 16, 2021; accepted May 27, 2021

ABSTRACT

Brittle stars are one of the leading components of the benthic communities in the Kara Sea. The fauna of the Kara Sea brittle stars is represented by 12 species. *Ophiocten sericeum* (Forbes, 1852), *Ophiopleura borealis* Danielssen et Koren, 1877, *Ophiacantha bidentata* (Bruzelius, 1805), and *Ophioscolex glacialis* Müller et Troschel, 1842 are most widespread within the sea. Based on the available data, distribution maps for each species were constructed. A comparative analysis of the Barents Sea, the Kara Sea and the Laptev Sea fauna was carried out. It was found that during evolution the fauna of Kara Sea brittle stars at the genus level was under balanced influence of autochthonous and allochthons processes; at the species level the autochthonous processes were predominant. The obtained value of the taxonomic uniqueness index characterizes the fauna of the Kara Sea brittle stars as quite isolated at all taxonomic levels. Six biogeographic groups were distinguished in the biogeographic structure of the fauna of the sea, of which the boreal-Arctic and high-boreal-Arctic forms are the most represented. The use of the Jaccard species similarity coefficients and Pearson correlation showed that the greatest similarity at the species level is observed between the Kara and the Laptev seas.

Key words: autochthonous, allochthons, biodiversity, brittle stars, distribution, Kara Sea

ВВЕДЕНИЕ

Фауна иглокожих Карского моря исследована весьма детально (Дьяконов [D'jakonov] 1926; Горбунов [Gorbunov] 1933a, 1933b; Пергамент [Pergament] 1945; Anisimova 1989; Анисимова [Anisimova] 2003; Анисимова и др. [Anisimova et al.] 2003, 2008; Ахметчина [Akhmetchina] 2007), и видовой состав представителей класса Ophiuroidea, насчитывающий всего 12–13 видов (Смирнов [Smirnov] 2001; Анисимова [Anisimova] 2003), может быть охарактеризован как довольно бедный. Несмотря на это, именно офиуры (или змеехвостки) являются одним из руководящих компонентов бентосных сообществ этой части арктического шельфа, в значительной мере определяя облик донного населения открытой части Карского моря (Филатова и Зенкевич [Filatova and Zenkevich] 1957; Антипова и Семенов [Antipova and Semenov] 1989a, 1989b; Козловский и др. [Kozlovskiy et al.] 2011). Для мелководий центральной части моря характерны биоценозы с доминированием *Ophiocten sericeum* (Forbes 1852); на мягких илах глубоководных районов в группу доминантов входят *Ophiopleura borealis* Danielssen et Koren, 1877 и *Ophiacantha bidentata* (Bruzelius, 1805) (Филатова и Зенкевич [Filatova and Zenkevich] 1957; Антипова и Семенов [Antipova and Semenov] 1989a; Галкин [Galkin] 1998; Galkin et al. 2010a, 2010b). Значительный вклад в общую биомассу бентоса в северных районах моря вносят крупные ветвистые офиуры рода *Gorgonocephalus* Laech, 1815, которые из-за крупных размеров практически не облавливаются дночерпателями, но повсеместно и в значительных количествах присутствуют в траловых уловах (Филатова и Зенкевич [Filatova and Zenkevich] 1957; Анисимова и др. [Anisimova et al.] 2008). Доминирующей и характерной формой песчаных прибрежных мелководий является хищная живородящая офиура *Stegophiura nodosa* (Lütken, 1855) (Анисимова [Anisimova] 2003).

Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН) располагает уникальным коллекционным материалом, собранным в морях арктического шельфа, в том числе и в Карском море. Коллекционные фонды ЗИН РАН являются ценным источником сведений о фаунистическом разнообразии, распространении и условиях обитания отдельных видов в том или ином регионе. Определенный интерес в этом плане представляют материалы, полученные Полярным филиалом ФГБНУ ВНИРО (ПИНРО им. Н.К. Книповича) в 2009, 2014 и 2015 гг. в ходе экспедиций НИС «Ф. Нансен» в наиболее суровую по ледовой обстановке и наименее изученную восточную часть Карского моря.

В данной работе, на основе коллекционных материалов, экспедиционных исследований и литературных источников приводятся данные о видовом составе, биоразнообразии и распространении офиур в Карском море. Кратко рассмотрены условия их обитания (температура, соленость), приуроченность к тем или иным глубинам и грунтам в пределах моря, даны биогеографические характеристики. Рассчитаны

аллохтонные и автохтонные тенденции в формировании фауны змеехвосток Карского моря и граничащих с ним Баренцева моря и моря Лаптевых.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на материалах коллекционного каталога Лаборатории морских исследований ЗИН РАН и данных экспедиций, выполненных на судне ПИНРО «Ф. Нансен» в восточной части Карского моря в 2009, 2014 и 2015 гг. Также в работе были использованы данные информационно-поисковой системы (ИПС) «Океан», разработанной в ЗИН РАН (Смирнов и Смирнов [Smirnov and Smirnov] 1997; Смирнов и др. [Smirnov et al.] 2019).

Общий массив использованных в работе данных составляет порядка 500 записей, включающих информацию о координатах, глубине, солености, температуре и типе грунта в точках регистрации конкретных видов офиур в пределах шельфа Карского моря. В общей сложности проанализирована информация о видовом составе и распространении офиур в 468 точках шельфа Карского моря (Рис. 1).

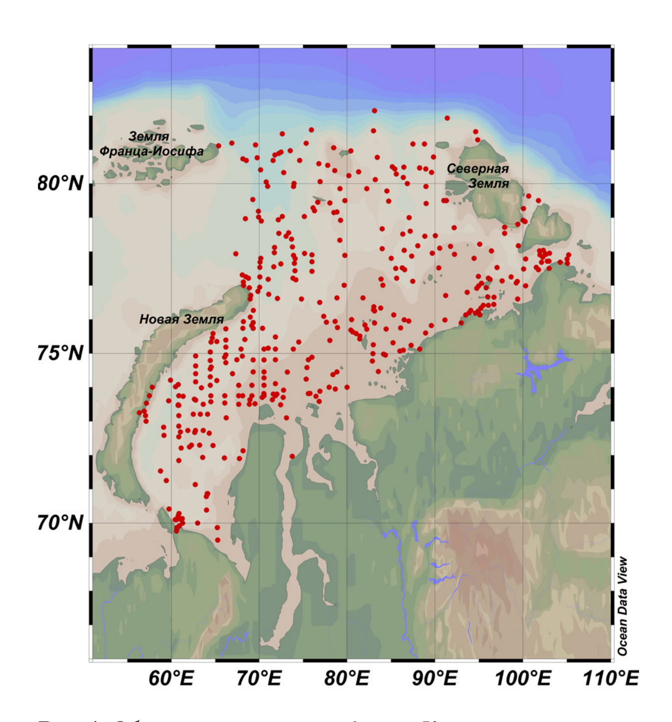


Рис. 1. Общая карта находок офиур в Карском море
Fig. 1. General map of findings of brittle stars in the Kara Sea

Приведенные в работе схемы распространения видов в пределах Карского шельфа выполнены с использованием программы Ocean Data View 5.2.0 (Schlitzer 2019).

Таксономическое разнообразие фауны офиур Карского моря оценивали с использованием следующих показателей: родового коэффициента (РК) (Малышев [Malyshev] 1969; Толмачев [Tolmachev] 1974; Krug et al. 2008), прогнозируемого количества видов и родов (Williams 1947; Голиков и Скарлато [Golikov and Skarlato] 1971; Голиков [Golikov] 1976), соотношения автохтонных/аллохтонных видов (Толмачев [Tolmachev] 1974) и родов (Малышев и др. [Malyshev et al.] 2000), индекса таксономического своеобразия (Маслов и др. [Maslov et al.] 2017). Для сравнительной оценки аналогичные показатели были рассчитаны для Баренцева моря и моря Лаптевых. Все используемые индексы ранее были рассмотрены и применены в работе по изучению биоразнообразия офиур в арктических морях России (Стратаненко и Денисенко [Stratanenko and Denisenko] 2017]. Видовые списки офиур для Баренцева и моря Лаптевых формировались на основе опубликованных данных (Анисимова [Anisimova] 2000; Смирнов [Smirnov] 2001, 2004; Смирнов и Смирнов [Smirnov and Smirnov] 1990, 2006; Стратаненко и др. [Stratanenko et al.] 2016; Стратаненко и Денисенко [Stratanenko and Denisenko] 2017) и неопубликованных данных коллекционного каталога Лаборатории морских исследований ЗИН РАН.

Родовой коэффициент (РК) рассчитывался как отношение количества видов к общему количеству родов, к которым они относятся. Показатель РК использовали для определения автохтонных и аллохтонных компонент фауны офиур Карского моря и соседних с ним Баренцева моря и моря Лаптевых (Толмачев [Tolmachev] 1974). По предположению А.И. Толмачева [Tolmachev] (1974) на автохтонные процессы в формировании фауны указывает наибольшее среднее число видов в роде и наоборот: чем ниже данный показатель, тем значительнее роль миграции видов в ходе фауногенеза.

Показатель оригинальности видового и родового состава также был использован для выявления автохтонных и аллохтонных тенденций в формировании фауны.

Значения данных параметров были получены через отношение разницы между фактическим количеством видов (или родов) и прогнозируемым количеством видов (или родов) к количеству фактически обнаруженных видов (или родов) (Малышев и др. [Malyshev et al.] 2000) в конкретном море. Прогнозное количество видов и родов было получено путем применения степенной функции, отражающей зависимость между рангами таксонов и биоразнообразием; данный способ на протяжении многих лет активно используется в морской гидробиологии (Williams 1947; Голиков и Скарлато [Golikov and Skarlato] 1971; Голиков [Golikov] 1976; Анисимова [Anisimova] 2000).

Индекс таксономического своеобразия рассчитывали по формуле:

$$\Delta = \frac{2}{S(S-1)} \Sigma_{a=1}^{S-1} \Sigma_{b=a+1}^{S} W_{a,b}, \quad (1)$$

где S – общее количество видов, W – таксономическое расстояние между видами ***a*** и ***b***.

Стандартное отклонение для дальнейшего расчета стандартной ошибки рассчитывали как

$$\delta = \sqrt{\frac{\Sigma_{a=1}^{S} \Sigma_{b}^{S-1} (W_{ab}) - \frac{(\Sigma_{a=1}^{S} \Sigma_{b=1}^{S-1} W_{a,b})^2}{\frac{S(S-1)}{2} - 1}}{\frac{S(S-1)}{2} - 1}}, \quad (2)$$

стандартная ошибка:

$$SE = \frac{\delta}{\sqrt{\frac{S(S-1)}{2}}}, \quad (3)$$

Показатель индекса таксономического своеобразия отражает среднее таксономическое расстояние между видами и напрямую зависит от числа родственных таксонов разного ранга (Маслов и др. [Maslov et al.] 2017): чем выше индекс, тем своеобразнее фауна.

Использованные в работе биогеографические характеристики видов были получены на основе принятой в ЗИН РАН схемы зонально-географической классификации ареалов (Сиренко и др. [Sirenko et al.] 2008) и литературных данных о распространении рассматриваемых видов в пределах Мирового океана (Смирнов и Смирнов [Smirnov and Smirnov] 1990, 1994, 2006, 2009; Анисимова [Anisimova] 2000, 2003; Stöhr et al. 2019).

Для сравнительного анализа фаун офиур Баренцева, Карского и Лаптевых морей использовали коэффициенты видового сходства Жаккара (Jaccard 1901) и корреляции Пирсона (Pearson 1896; Костина [Kostina] 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно литературным источникам и собственным данным фауна офиур в пределах географических границ Карского моря насчитывает 12 видов, относящихся к 10 родам, 8 семействам и 5 отрядам класса Ophiuroidea (Табл. 1). В соответствии с литературными данными (Анисимова [Anisimova] 2003) на границе с Баренцевым морем также был зарегистрирован ***Amphipholis torelli*** Ljungman, 1872, однако фактически видом, характерным для фауны Карского моря, он не является и поэтому в дальнейшем анализе нами не рассматривается.

Основу фауны офиур Карского моря формируют представители отряда Ophiurida, в составе которого отмечены 5 видов. Остальные 4 отряда представлены одним видом, за исключением отряда Euryalida, в состав которого входят 2 вида (Табл. 1). Восемьдесят процентов общего числа родов офиур, зарегистрированных в Карском море, содержат по одному виду, общее количество которых составляет порядка 67% всех змеехвосток, отмеченных в Карском море. Роды, представленные двумя видами (*Gorgonocephalus* и *Ophiura* Lamarck, 1801), составляют всего 20% (Табл. 2).

Наиболее широко в границах моря распространены *Ophiocten sericeum* (265 регистраций в пределах рассмотренного массива данных), *Ophiopleura borealis* (218 регистраций), *Ophiacantha bidentata* (197 регистраций) и *Ophioscolex glacialis* Müller et Troschel, 1842 (93 регистрации) (Рис. 2A, 3A–B, 4A). Виды *Gorgonocephalus eucnemis* (Müller et Troschel, 1842), *G. arcticus* Leach, 1819, *Ophiura robusta* (Ayres, 1852) отмечают несколько реже (количество регистраций от 27 до 58), однако они также характерны практически для всей акватории моря (Рис. 5A–B, 6A). Оставшиеся виды в Карском море встречаются локально: единичные находки *Amphiura sundevalli* (Müller et Troschel,

Таблица 1. Таксономический состав фауны офиур Карского моря

Table 1. Taxonomic composition of the fauna of the Kara Sea brittle stars

Отряд/Order	Семейство/Family	Род/Genera	Вид/Species
Euryalida	Gorgonocephalidae	*Gorgonocephalus*	*G. arcticus* Leach, 1819
			G. eucnemis (Müller et Troschel, 1842)
Ophioscolecida	Ophioscolecidae	*Ophioscolex*	*O. glacialis* Müller et Troschel,1842
Ophiacanthida	Ophiacanthidae	*Ophiacantha*	*O. bidentata* (Bruzelius, 1805)
Amphilepidida	Ophiopholidae	*Ophiopholis*	*O. aculeata* Linnaeus, 1767
	Ophiactidae	*Ophiopus*	*O. arcticus* Ljungman, 1867
	Amphiuridae	*Amphiura*	*A. sundevalli* Müller et Troschel,1842
Ophiurida	Ophiuridae	*Ophiocten*	*O. sericeum* (Forbes, 1852)
		Ophiura	*O. robusta* (Ayres, 1852)
			O. sarsii Lütken, 1855
	Ophiopyrgidae	*Ophiopleura*	*O. borealis* Danielssen et Koren, 1877
		Stegophiura	*S. nodosa* Lütken, 1855

Таблица 2. Число видов в родах фауны Карского моря

Table 2. The number of species in the genera of the Kara Sea fauna

Роды с числом видов/ Genera with number of species	Число родов/ Number of genera	Процент от общего числа родов/Percentage of total number of genera	Число видов/ number of species	Процент от общего числа видов/Percentage of total number of species
2	2	20.0	4	33.3
1	8	80.0	8	66.7

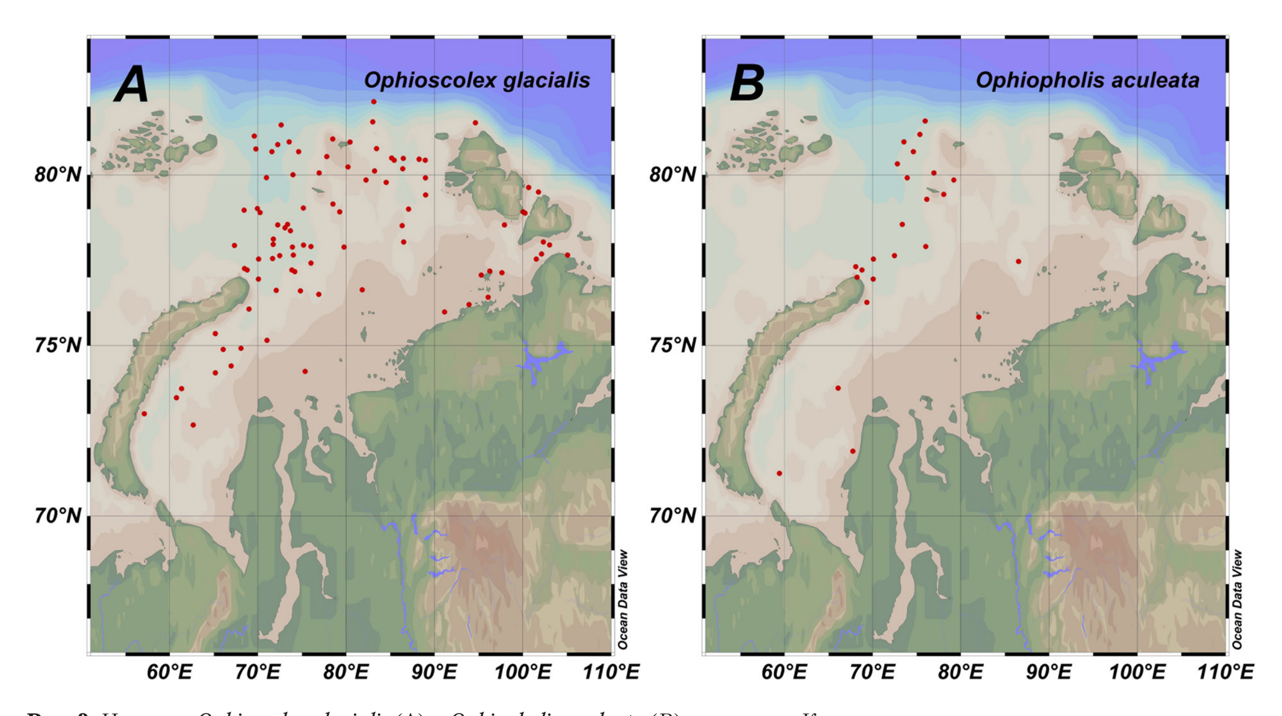


Рис. 2. Находки *Ophioscolex glacialis* (A) и *Ophiopholis aculeata* (B) в пределах Карского моря

Fig. 2. Findings of *Ophioscolex glacialis* (A) and *Ophiopholis aculeata* (B) in the Kara Sea

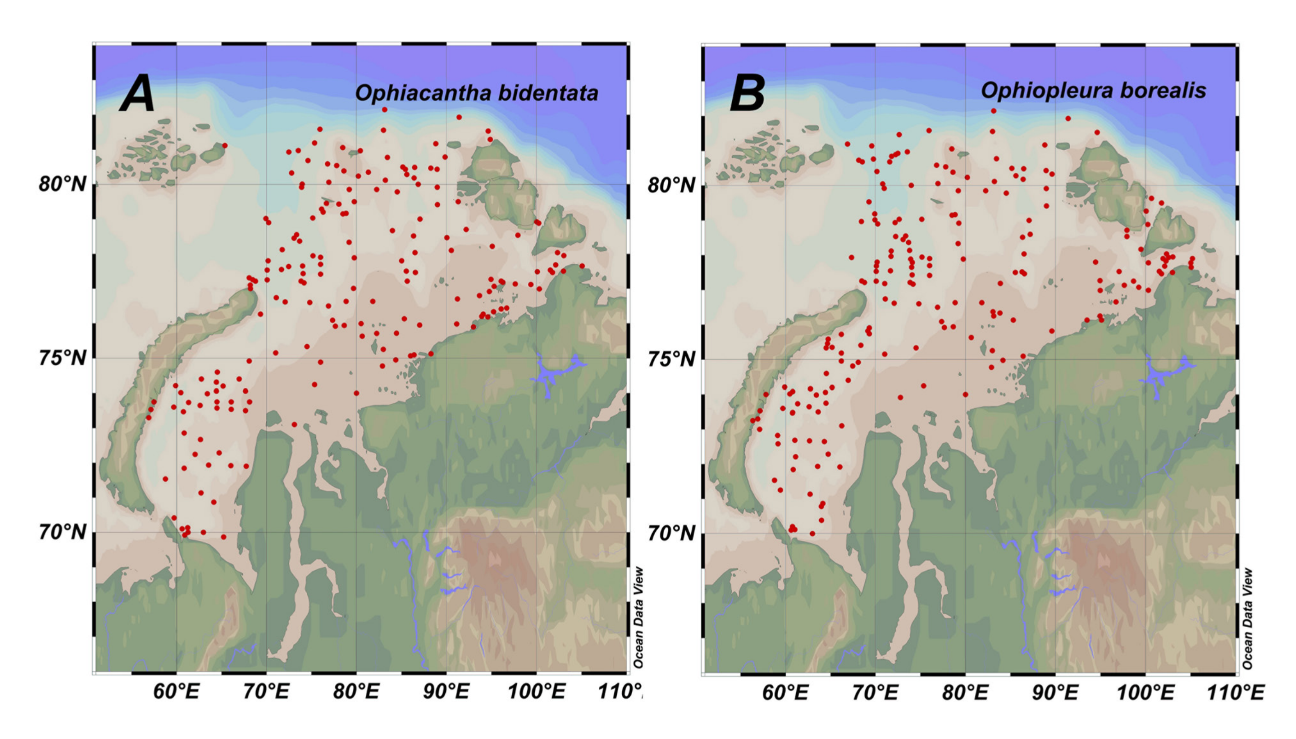


Рис. 3. Находки *Ophiacantha bidentata* (A) и *Ophiopleura borealis* (B) в пределах Карского моря
Fig. 3. Findings of *Ophiacantha bidentata* (A) and *Ophiopleura borealis* (B) in the Kara Sea

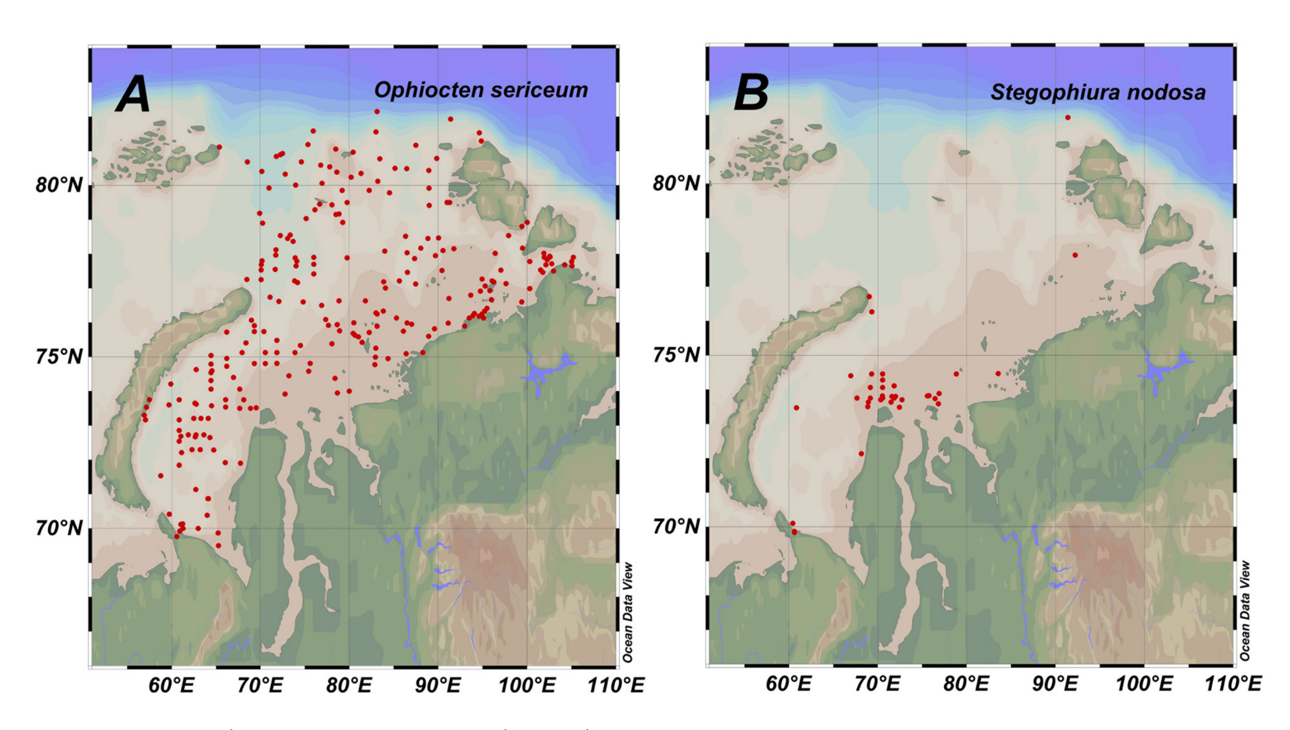


Рис. 4. Находки *Ophiocten sericeum* (A) и *Stegophiura nodosa* (B) в пределах Карского моря
Fig. 4. Findings of *Ophiocten sericeum* (A) and *Stegophiura nodosa* (B) in the Kara Sea

Таблица 3. Экологические характеристики змеехвосток, встречающихся в Карском море
Table 3. Ecological characteristics of the Kara Sea brittle stars

Виды/ Species	Глубины, м/ Depth, m	Температура/ Temperature, °C		Соленость/ Salinity, ‰		Грунты/ Substrates
		Min	Max	Min	Max	
G. eucnemis	52–444	−1.7	+0.9	32.0	34.5	Песчано-илистые с примесью камней и гравия/Sand-Silt with stones and gravel
G. arcticus	32–628	−1.7	+0.5	26.0	34.5	Илы с примесью песка/Silts with sand
O. glacialis	Общий диапазон / Total range 53–610 (преобладают на глубинах/ prevail at 100–500)	−1.7	+0.8	30.0	34.5	Илы/Silts
A. sundevalli	19–54	−1.7	0	32.0	34.5	Илы и пески с камнями и галькой/Silt and sand with stones and gravel
O. bidentata	15–600	−1.7	+0.8	32.5	34.5	Илы/Silt
O. aculeata	Общий диапазон/ Total range 28–512 (преобладают на глубинах более/prevail at depth more than 150)	−1.7	−0.6	34.0	34.5	Илистые и илисто-каменистые/Silt and silty-stony
O. arcticus	125–512	−0.8	−1.0	34.5	34.5	Илы/Silt
O. sericeum	16–610	−1.7	+0.9	26.0	34.5	Илы/Silt
O. robusta	Общий диапазон / Total range 33–580 (преобладают на глубинах/ prevail at 40–200)	−1.7	+0.9	28.0	34.5	Илы/Silt, илистый песок/ silty sand, пески с камнями и галькой/sand with stones and gravel
O. sarsii	200–458	−1.7	−1.0	34.5	34.5	Илистые и песчано-илистые/Silty and sandy-silty
O. borealis	Общий диапазон / Total range 19–610 (преобладают на глубинах/ prevail at 100–610)	−1.7	+0.9	28.0	34.5	Илы/Silty
S. nodosa	Общий диапазон / Total range 6–360 (преобладают на глубинах/ prevail at 6–50 м)	−1.0	+0.5	26.0	34.5	Песчаные/Sandy

1842) отмечены в центральном и юго-восточном районах моря (Рис. 7А); *Ophiopus arcticus* Ljungman, 1867 приурочен к северо-западной части моря (Рис. 7В); находки *Ophiopholis aculeata* (Linnaeus, 1767) сконцентрированы в пределах желоба Святой Анны (Рис. 2В); *Ophiura sarsii* Lütken, 1855 обитает в приграничных с Баренцевым морем северо-западных и юго-западных районах (Рис. 6В); *Stegophiura nodosa* обитает преимущественно на песчаных мелководьях юго-западной части моря (Рис. 4В). Общие экологические характеристики змеехвосток (диапазон глубин, температуры и солености, а также предпочитаемые грунты), обитающих в границах Карского моря, сведены в табличный вид (Табл. 3).

По характеру распространения (типу ареала) офиуры, населяющие Карское море, могут быть отнесены к 6 биогеографическим категориям:

1) Высокобореально-арктические виды – *O. arcticus, A. sundevalli, O. borealis;*
2) Атлантические высокобореально-арктические циркумполярные виды – *G. arcticus;*
3) Широко распространенные бореально-арктические виды – *G. eucnemis, O. bidentata, O. aculeata;*
4) Атлантические широко распространенные бореально-арктические виды – *O. glacialis, O. robusta;*
5) Широко распространенные бореально-арктические циркумполярные виды – *O. sericeum, S. nodosa;*

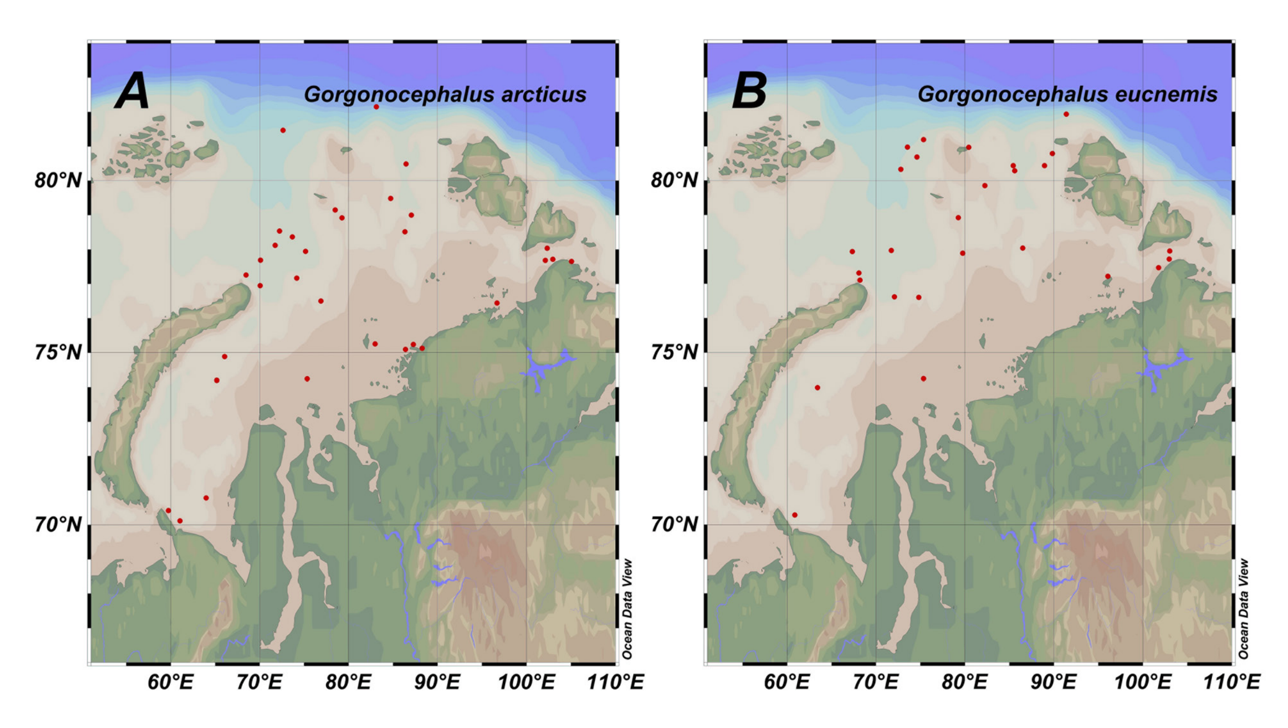


Рис. 5. Находки *Gorgonocephalus arcticus* (A) и *Gorgonocephalus eucnemis* (B) в пределах Карского моря
Fig. 5. Findings of *Gorgonocephalus arcticus* (A) and *Gorgonocephalus eucnemis* (B) in the Kara Sea

6) Субтропическо-арктические циркумполярные виды – *O. sarsii*.

Сравнительная оценка биоразнообразия и таксономической структуры фауны офиур Баренцева, Карского и Лаптевых морей (Табл. 4) показала, что Карское море характеризуется наименьшим разнообразием на всех таксономических уровнях по сравнению не только с Баренцевым морем, но и расположенным восточнее морем Лаптевых. При этом наиболее своеобразна таксономическая структура морей Карского и Лаптевых; в Баренцевом море хоть и незначительно, но количество близкородственных видов выше, чем в морях расположенных восточнее. На видовом уровне наиболее автохтонна фауна Баренцева моря (РК наибольший), при этом в целом положительные значения оригинальности видового состава в морях Карском и Лаптевых также указывают на преобладание в них автохтонных видов. Полученные величины показателя оригинальности родового состава указывают на то, что в Баренцевом море преобладают аллохтонные компоненты фауны, а вот в Карском и море Лаптевых аллохтонные и автохтонные тенденции формирования фауны на уровне рода не имеют ярко выраженного характера и компенсируют друг друга (оригинальность родового состава равняется 0).

Наибольшее сходство на видовом уровне отмечается между Карским морем и морем Лаптевых (коэффициент Жаккара = 0.92), близкую связь фаун этих морей также подтверждает коэффициент корреляции Пирсона (0.92) (Табл. 5). Высокие показатели фаунистического сходства и связи морей Баренцева, Карского и Лаптевых между собой, очевидно, обусловлены характерным для этих морей набором общих видов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Из 12 видов, представленных в фауне Карского моря, 3 являются редкими, так как их находки ограничены отдельными локациями моря (*O. arcticus, A. sundevalli, O. sarsii*). По мнению А.М. Дьяконова [D'jakonov] (1945) современное население иглокожих Арктики формируют автохтоны из Северной Пацифики и Арктического бассейна. К арктическим автохтонам среди офиур, обитающих в Карском море,

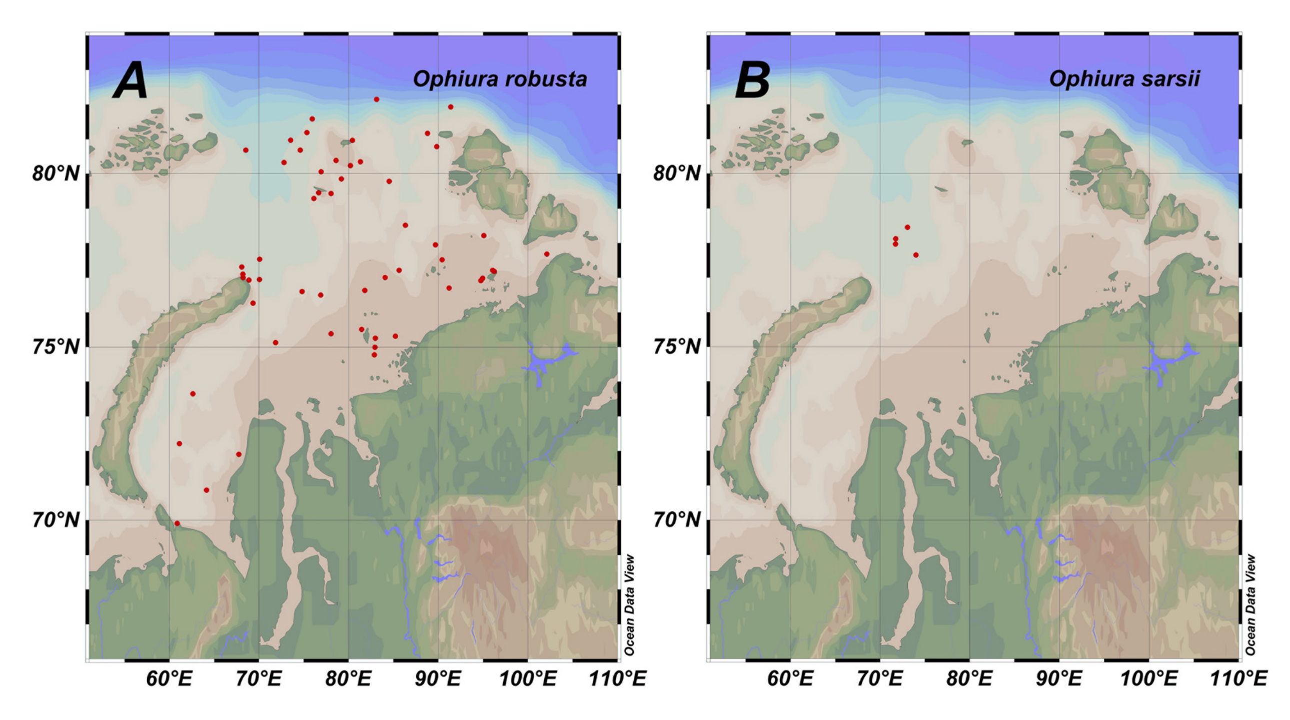


Рис. 6. Находки *Ophiura robusta* (A) и *Ophiura sarsii* (B) в пределах Карского моря

Fig. 6. Findings of *Ophiura robusta* (A) and *Ophiura sarsii* (B) in the Kara Sea

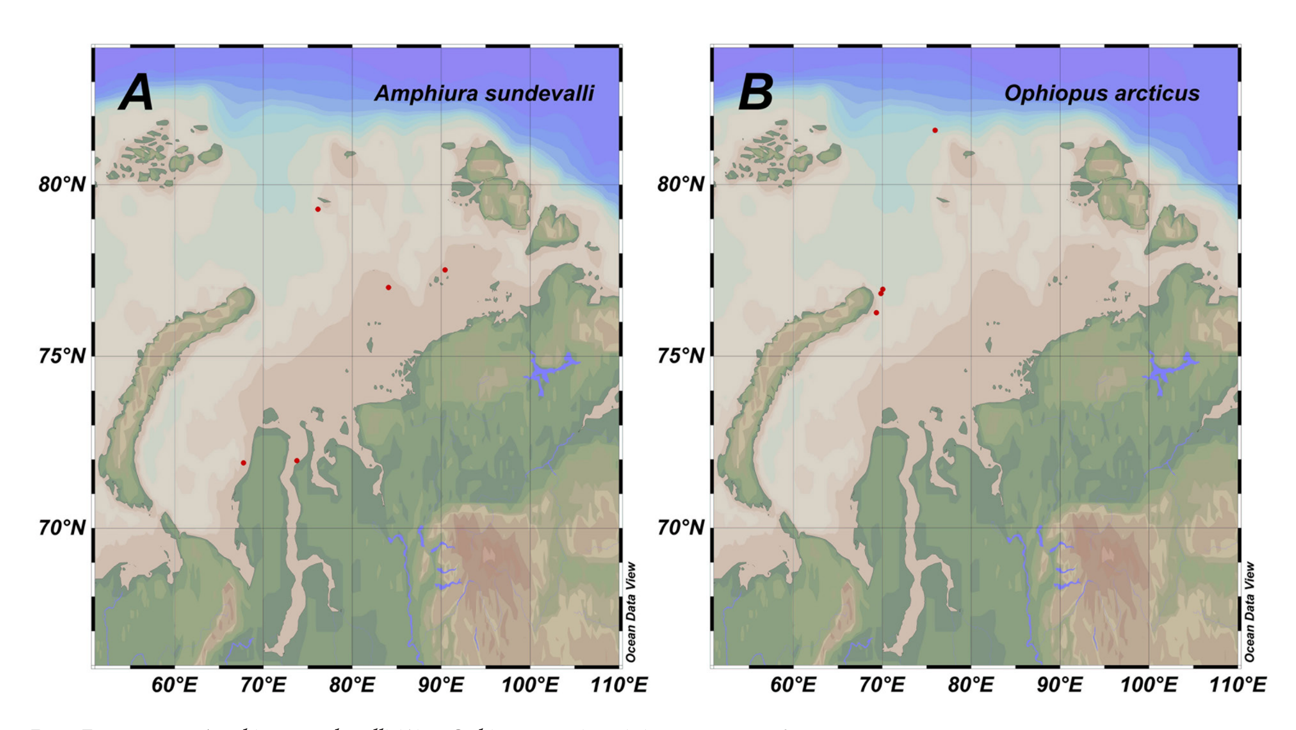


Рис. 7. Находки *Amphiura sundevalli* (A) и *Ophiopus arcticus* (B) в пределах Карского моря

Fig. 7. Findings of *Amphiura sundevalli* (A) and *Ophiopus arcticus* (B) in the Kara Sea

Таблица 4. Сравнительные параметры фауны офиур морей Баренцева, Карского и Лаптевых
Table 4. Comparative parameters of the brittle stars of the Barents, Kara and Laptev Seas

Таксоны и показатели/ Taxa and indicators	Моря/Seas		
	Баренцево/Barents	Карское/Kara	Лаптевых/Laptev
Отряды/Orders	5	5	6
Семейства/Family	10	8	9
Роды/Genera	13	10	11
Виды/Species	22	12	13
Ожидаемое количество родов (G") / Expected number of genera	17	10	11
Ожидаемое количество видов (S") / Expected number of species	20	11	12
Индекс таксономического своеобразия / Index of taxonomic uniqueness	3.6±0.9	3.7±1.2	3.7±1.2
Оригинальность родового состава / Originality of genera composition	−0.31	0	0
Оригинальность видового состава / Originality of species composition	0.09	0.08	0.08
Родовой коэффициент (РК) / Genera coefficient	1.69	1.20	1.18

можно отнести ***O. borealis, O. arcticus, O. glacialis, O. sericeum***. В плейстоценовый ледниковый период эти виды вынуждены были искать убежище в абиссальных глубинах Полярного бассейна, в глубоководных районах Атлантики, а также у северной границы Карского моря и моря Лаптевых, где в это время, по предположению Е.Ф. Гурьяновой [Gurjanova] (1939), происходило формирование высокоарктической фауны. В настоящее время ареал перечисленных видов незначительно выходит за пределы арктической области в северные, наиболее глубоководные районы Атлантики (высокая и бореальная Арктика) с невысокими придонными температурами, что в целом подтверждает арктическое происхождение этих видов. К тихоокеанским по происхождению видам А.М. Дьяконов [D'jakonov] (1945) относил представителей родов ***Ophiacantha, Ophiura, Ophiopholis*** Müller et Troschel, 1842 и ***Stegophiura*** Matsumoto, 1915, поскольку наибольшее их видовое разнообразие отмечается в Тихом океане. Представители этих родов, кроме Тихого океана и Арктики, также встречаются в бореально-арктических районах Атлантики. Расселение этих видов из Пацифики в Арктику происходило предположительно в постгляциальный период через Берингов пролив, преимущественно вдоль берегов Канады в Северную Атлантику и Арктику, о чем в значительной степени свидетельствует атлантический тип ареала отдельных видов (например, ***O. robusta***). Полученные А.Б. Дильман [Dilman] (2009) данные о сходстве фаун морских звезд Арктики и северной Пацифики на родовом (более длительном с точки зрения эволюции) уровне относительно фауны Атлантики в значительной степени подтверждают гипотезу А.М. Дьяконова. Интересно, что показатели оригинальности родового состава, полученные для исследуемых морей (Табл. 4), указывают на сбалансированное влияние автохтонных и аллохтонных процессов в эволюции фауны Карского и моря Лаптевых (оригинальность родового состава равняется 0) и преобладание аллохтонных компонент в Баренцевом море (отрицательные значения), наиболее удаленном от Тихого океана. Данные результаты в достаточной степени подтверждают предположения как А.М. Дьяконова, так и Е.Ф. Гурьяновой.

Биогеографический анализ встречающихся в пределах рассматриваемой акватории офиур позволил уточнить биогеографическую принадлежность отдельных видов. Так, например, на основе современных данных о распределении змеехвосток в Мировом океане (Stöhr et al. 2019) и сопоставлении границ ареалов

Таблица 5. Значения коэффициентов фаунистического сходства Жаккара (ниже диагонали) и коэффициента корреляции Пирсона (выше диагонали) между фаунами офиур морей Баренцева, Карского и Лаптевых. По диагонали указано количество видов офиур известных для каждого из морей.

Table 5. The values of the coefficients of faunistic similarity of Jaccard (below the diagonal) and the Pearson correlation coefficient (above the diagonal) between brittle star faunas of the Barents, the Kara and the Laptev Seas. The diagonal indicates the number of brittle star species for each of the seas.

Моря/Seas	Баренцево/Barents	Карское/Kara	Лаптевых/Laptev
Баренцево/Barents	**22**	0.39	0.21
Карское/Kara	0.54	**12**	0.92
Лаптевых/Laptev	0.52	0.92	**13**

обитания беспозвоночных, населяющих Северный Ледовитый океан (Сиренко и др. [Sirenko et al.] 2008), *O. sarsii* была отнесена нами к субтропическо-арктическим формам, а *O. arcticus* – к высокобореально-арктическим видам, заходящим в Арктику. *Gorgonocephalus arcticus* ряд авторов относил к арктическим видам (Дьяконов [D'jakonov] 1954; Anisimova 1989), однако, исходя из анализа его ареала, его, скорее всего, следует поместить в группу атлантических высокобореально-арктических циркумполярных видов, как это ранее указывалось в работе А.В. Смирнова и И.С. Смирнова [Smirnov and Smirnov] (2006).

Сравнительный анализ значений родовых коэффициентов (Табл. 4) свидетельствует о том, что на видовом уровне фауна офиур Баренцева моря в большей степени автохтонна, чем таковая Карского моря и моря Лаптевых (показатель РК для него наибольший). При этом величины видовой оригинальности в Карском море и море Лаптевых также указывают на автохтонный характер фауны этих морей на уровне вида. По всей видимости, основная доля видов в этих морях формировалась уже непосредственно в пределах Арктического района. В свою очередь, более высокий показатель РК, вычисленный для Баренцева моря, скорее всего, обусловлен близостью его расположения к Атлантическому центру видообразования относительно морей Карского и Лаптевых.

Значение индекса таксономического своеобразия (Табл. 4) характеризует фауну сравниваемых морей (Баренцево, Карское и Лаптевых) как довольно обособленную на всех таксономических уровнях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненные нами исследования позволяют заключить, что фауна змеехвосток Карского моря при незначительном наборе видов характеризуется достаточно высоким таксономическим своеобразием; количество близкородственных видов в них относительно невысокое. Из выделенных 6 биогеографических групп в море преобладают бореально-арктические и высокобореально-арктические виды. Распределение находок отдельных видов, вероятно, зависит от биогеографической принадлежности конкретного вида и условий обитаний (соленость, температура и грунты). Выявлено, что на видовом уровне в формировании фауны офиур Карского моря преобладают автохтонные компоненты, при этом на уровне рода отчетливых тенденций между автохтонными и аллохтонными элементами не наблюдается.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ №18-05-60157 «Вековые изменения донных экосистем арктических морей России, современное состояние и прогноз» и в соответствии с госзаданием НИОКР АААА-А19-119020690072-9 от 06/02/2019: «Таксономия, биоразнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоемов и увлажненных территорий». В исследовании использованы материалы УФК ЗИН РАН № 2-2.20 (http://www.ckp-rf.ru/usu/73561/).

ЛИТЕРАТУРА

Akhmetchina O.Yu. 2007. Analysis of the current state of the echinoderm fauna in the southern part of the Kara Sea. In: G.G. Matishov (Ed.). Biology and Oceanography of the Northern Sea route: Barents and Kara Seas. The second edition. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Nauka, Moscow: 111–117. [In Russian].

Anisimova N.A. 1989. Distributional patterns of echinoderms in the Eurasian sector of the Arctic Ocean. In: Y. Herman (Ed.). The Arctic seas. Climatology, oceanography, geology and biology. Van Nostrand Reinhold Company, New York: 281–301. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0677-1

Anisimova N.A. 2000. Echinoderms (Echinodermata) of the Barents Sea. In: G.G. Matishov (Ed.). Current benthos of the Barents and the Kara Seas. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 228–362. [In Russian].

Anisimova N.A. 2003. Echinoderms of the southern part of the Kara Sea (on the results of the quantitative collections 1993–1994). In: G.G. Matishov (Ed.). Fauna of the invertebrates of the Barents, the Kara and the White Seas (information technologies, ecology, biogeography). Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 111–129. [In Russian].

Anisimova N.A., Frolova E.A., Lyubin P.A., Frolov A.A., Denisenko N.V., Panteleeva N.N. and Lyubina O.S. 2003. Species composition and quantitative distribution of macrobenthos in the northern part of the Kara Sea and in the area of the Voronin Trough and on the adjacent part of the continental slope. In: G.G. Matishov (Ed.). Fauna of the invertebrates of the Barents, the Kara and the White Seas (information technologies, ecology, biogeography). Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 79–92. [In Russian].

Anisimova N.A., Lyubin P.A. and Menis D.T. 2008. Chapter 3. Benthos. In: I.V. Borkin (Ed.). The ecosystem of the Kara Sea. PINRO Press, Murmansk: 43–105. [In Russian].

Antipova T.V. and Semenov V.N. 1989a. Composition and distribution of benthos in the southwestern areas of the typical marine water of the Kara Sea. In: G.G. Matishov (Ed.). Ecology and bioresources of the Kara Sea. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 127–137. [In Russian].

Antipova T.V. and Semenov V.N. 1989b. Biocenoses of benthos of the southwestern areas of the Kara Sea. In: G.G. Matishov (Ed.). Ecology and bioresources of the Kara Sea. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 138–145. [In Russian].

Dilman A.B. 2009. Biogeography of the North Atlantic and Arctic starfish. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. Shirshov Institute of Oceanology RAS, Moscow, 24 p. [In Russian].

D'jakonov A.M. 1926. Echinoderms of the Barents, the White and the Kara Seas. *Trudy Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelej*, **56**(2): 8–131. [In Russian].

D'jakonov A.M. 1945. The relationship between the Arctic and Pacific marine faunas on the example of zoogeographic analysis of echinoderms. *Zhurnal obshchej biologii*, **4**(2): 125–153. [In Russian].

D'jakonov A.M. 1954. Ophiuroids of the USSR seas. AN SSSR, Moscow–Leningrad, 135 p. [In Russian].

Filatova Z.A. and Zenkevich L.A. 1957. Quantitative distribution of the bottom fauna of the Kara Sea. *Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva*, **8**: 3–67. [In Russian].

Galkin S.V. 1998. Investigation of the macrobenthos of the Kara Sea during the 49th cruise of the R/V "Dmitry Mendeleev". Benthos of high latitude regions. The digest of the scientific paper, Moscow: 34–41. [In Russian].

Galkin S.V., Kucheruk N.V., Minin K.V., Rayskiy A.K. and Goroslavskaya E.I. 2010a. Macrobenthos of the Ob River estuarine zone and of the adjacent regions of the Kara Sea. *Oceanology,* **50**(5): 793–797. https://doi.org/10.1134/S0001437010050152

Galkin S.V., Savilova T.A., Moskalev L.I. and Kucheruk N.V. 2010b. Macrobenthos of the Novaya Zemlya Trough. *Oceanology*, **50**(6): 933–944. https://doi.org/10.1134/S0001437010060135

Golikov A.N. 1976. On the quantitative patterns of divergence. In: O.A. Skarlato (Ed.). Hydrobiological studies of self-purification of water bodies. AN SSSR, Leningrad: 90–96. [In Russian].

Golikov A.N. and Skarlato O.A. 1971. Some questions of the taxonomy and ecology of marine mollusks and the prospects for their study. Presentation abstracts: Mollusks. Ways, methods and results of their study. Vol. 4. Nauka, Leningrad: 24–27. [In Russian].

Gorbunov G.P. 1933a. Toward an understanding of the echinoderms fauna of the northern coast of the Novaya Zemlya island. *Trudy Arkticheskogo instituta*, **7**: 41–70. [In Russian].

Gorbunov G.P. 1933b. Echinoderms of the northern part of the Kara Sea. *Trudy Arkticheskogo instituta,* **8**: 5–78. [In Russian].

Gurjanova E.F. 1939. To the question of the origin and history of the development of the Polar Basin fauna. *Izvestiya Akademii nauk SSSR*, **5**: 679–704. [In Russian].

Jaccard P. 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin de Dranses et dans quelques régions voisines. *Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles*, **37**(140): 241–272.

Kostina N.V. 2013. Indexes of similarity and dissimilarity for territory zoning based on local floras. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra rossijskoj akademii nauk*, **15**(3–7): 2160–2168. [In Russian].

Kozlovskiy V.V., Chikina M.V., Kucheruk N.V. and Basin A.B. 2011. Structure of macrobenthic communities in the southwestern part of the Kara Sea. *Oceanology*, **51**(6): 1012–1020. [In Russian]. https://doi.org/10.1134/S0001437011060087

Krug A.Z, Jablonski1 D. and Valentine J.W. 2008. Species-genus ratios reflect a global history of diversification and range expansion in marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**(1639): 1117–1123. https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1729

Malyshev L.I. 1969. Dependence of floristic wealth on external conditions and historical factors. *Botanicheskiy Zhurnal*, **54**(8): 1137–1147. [In Russian].

Malyshev L.I., Baikov K.S. and Doron'kin V.M. 2000. Floristic division of Asian Russia based on quantitative characteristics. *Krylovia*, **2**(1): 3–16. [In Russian].

Maslov F.A., Kurchenko E.I., Ermakova I.M., Sugorkina N.S. and Petrosyan V.G. 2017. Indices to quantify change in the taxa of meadow plant communities relying on data from long-term monitoring. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN, Seriya 4*: 81–92. [In Russian]. https://doi.org/10.17076/them589

Pearson, K. 1896. Mathematical contributions to the theory of evolution—III. Regression, heredity, and panmixia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series A, **187**: 253–318. https://doi.org/10.1098/rsta.1896.0007

Pergament T.S. 1945. Benthos of the Kara Sea. *Problemy Arktiki,* **1**: 102–130. [In Russian].

Sirenko B.I., Vasilenko S.V. and Petryashov V.V. 2008. Types of distribution ranges of species inhabiting the Arctic Ocean. In: B.I. Sirenko (Ed.). Fauna and zoogeography of the Chukchi Sea. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **61/69**: 221–231. [In Russian].

Schlitzer R. 2019. Ocean Data View Release 5.2.0. Available from: https://odv.awi.de

Smirnov I.S. 2001. Class Ophiuroidea. In: B.I. Sirenko (Ed.). List of species of free-living invertebrates of the Eurasian Arctic Seas and adjacent deep water. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **51/59:** 125.

Smirnov I.S. 2004. Class Ophiuroidea. In: B.I. Sirenko (Ed.). Fauna and ecosystems of the Laptev Sea and adjacent deep waters of the Arctic basin. Part 2. *Explorations of the Fauna of the Seas,* **54/62:** 158. [In Russian].

Smirnov A.V. and Smirnov I.S. 1990. Echinoderms of the Laptev Sea. In: A.N. Golikov (Ed.). Ecosystems of the New Siberian shoals and the fauna of the Laptev Sea and adjacent waters. *Explorations of the Fauna of the Seas,* **37/45:** 411–462. [In Russian].

Smirnov A.V. and Smirnov I.S. 1994. Echinoderms of the East-Siberian Sea. In: A.N. Golikov (Ed.). The Fauna of the East-Siberian Sea. Part 3. *Explorations of the Fauna of the Seas,* **49/57:** 132–182. [In Russian].

Smirnov I.S. and Smirnov A.V. 1997. "OCEAN" – a data bank of marine invertebrate collections of the Zoological Institute RAS. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **269**: 133–135. [In Russian].

Smirnov A.V. and Smirnov I.S. 2006. New echinoderms findings in the Laptev Sea (1993–1998 years expeditions). In: B.I. Sirenko (Ed.). Marine invertebrates of Arctic, Antarctic and subantarctic. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **56/64**: 93–139. [In Russian].

Smirnov A.V. and Smirnov I.S. 2009. Echinoderms of the Chukchi Sea and Bering Strait. In: B.I. Sirenko (Ed.). Ecosystems and biological resources of the Chukchi Sea and adjacent areas. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **64/72:** 154–199. [In Russian].

Smirnov I.S., Lobanov A.L. and Smirnov A.V. 2019. Echinoderm collections of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, as information base for fundamental biological investigation. *Acta Scientific Medical Sciences,* **3**(12): 85–102. https://doi.org/10.31080/ASMS.2019.03.0475

Stratanenko E.A. and Denisenko S.G. 2017. Biodiversity of brittle stars in the Russian arctic seas. *Uchenye zapiski Rossijskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta,* **46**: 194–199. [In Russian].

Stratanenko E.A., Denisenko S.G., and Smirnov I.S. 2016. Distribution and biodiversity of brittle-stars in the Russian Arctic seas. Marine biological research: Proceedings of All-Russian Scientific-Practical Conference with international participation dedicated to the 145-th anniversary of Sevastopol Biological Station (Sevastopol, 19–24 September, 2016). Vol. 2. EKOSI-Gidrofizika, Sevastopol: 162–165. [In Russian].

Stöhr S., O'Hara T. and Thuy B. 2019. World Ophiuroidea Database. Available from: http://www.marinespecies.org/ophiuroidea

Tolmachev A.I. 1974. Introduction to plant geography. Leningradskiy Universitet, Leningrad, 244 p. [In Russian].

Williams C.B. 1947. The logarithmic series and its application to biological problems. *Journal of Ecology,* **34**(2): 253–272. https://doi.org/10.2307/2256719